佐橋紀男*・武田敏子*・幾瀬マサ*：ウェルウィッチアの花粉粒形態

Norio SAHASHI*, Toshiko TAKEDA* & Masa IKUSE*: Pollen morphology of *Welwitschia mirabilis* Hook. f.

(Plates IV-V)

Engler (1954) により Gnetales の Welwitschiaceae に所属させられた *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (以下 *Welwitschia* とのみ記す) の花粉の形態については，すでにこの植物の命名者である Hooker (1863) や Pearson (1906), Wodehouse (1935), Erdtman (1957, 1965) らによる光学顕微鏡レベルの詳細な報告がある。

今回筆者らは，*Welwitschia* の唯一の自生地である南西アフリカの Namib 砂漠を訪れた富樫誠氏** によりこの植物の雄花の提供を受け，光学と走査電子顕微鏡で花粉の形態について詳細な観察を行なうことができた。さらに比較のために *Welwitschia* に最も近縁とされているマオウ (*Ephedra* sp.) の花粉の形態学的研究を行ない，それらの研究結果と，すでに報告されている *Welwitschia* の花粉学的研究結果とを比較して幾つかの考察を試みたので，その結果について報告する。

材料と観察方法： 材料は前述のように富樫誠氏より直接提供を受けた *Welwitschia* の雄花 (Pl. IV, O) と，同氏が東京大学資料館に寄贈されたものの一部を使用した。光学顕微鏡用のプレパラートは幾瀬法 (1956) に従って作製したものと，アセトリーシス (無水酢酸 9：濃硫酸 1) を行なった後，グリセリンゼリーで封じる方法で作製したものとの両者が用いられた。走査電顕用には材料を両面テープで固定し，金 (gold) 蒸着を行なったものを用い，観察は日立一明石走査電子顕微鏡 MSM-4 型を使用して，加速電圧 15KV にて行なった。

観察結果

光学顕微鏡による知見

幾瀬法によるプレパラートの観察結果は，さきに報告された Wodehouse (1935) や Erdtman (1965) のデータと大差はなく，次のようであった。花粉の形態はフットボール状の偏平体で，側面観 (side view) で向心極 (proximal side) はやや低い

---

* 東邦大学薬学部 School of Pharmaceutical Science, Toho University, Funabashi, Chiba Pref.

** 本誌 50：127-128, 1975. 参照.

アーチ状に突出するか，またはほぼ平面体である。しかし遠心極側 (distal side) は多くはアーチ状に突出する (Pl. IV, A)。ごく稀に，やや未熟な材料で，2集粒 (dyad) を観察したが，花粉管口のある遠心極側は明瞭にアーチ状に突出する (Pl. IV, N)。極観 (polar view) で，遠心極面 (distal face) にやや不明瞭であるが，ほぼ花粉の両端にまで達する1本の大きな長口がある (Pl. IV, B)。この長口の幅は平均10 μm であるが，乾燥状態ではかなり狭くなる。長口の表面には明瞭な彫紋は認められない。一方，向心極面 (proximal face) には，ほぼ花粉の両端に達する細長いリッジ (plicate) とごく浅い溝 (groove) が併列して存在し，それらの数は，遠心極面の一部も含めて約20本ずつある (Pl. IV, C)。リッジは幅 2.5〜3.5 μm で，その表面は平滑である。溝は幅 0.5〜1.5 μm であり，この溝の表面はわずかに波うつ程度であるが，詳しい模様は不明である。

花粉の大きさは，50個体の測定結果では，55 (50〜60) μm であり，極軸部径で35 (30〜40) μm であった。外壁 (exine) の厚さは約2 μm であるが，個体によっては，Pl. IV, B に示すように，両端が突出し，さらに花粉表面のいずれの部分にも不規則な波状隆起が見られた。興味あることに，アセトリーシス処理後，グリセリンゼリーで封じたプレパラートには外壁がいろいろな形態を示すものがかなり見られた (Pl. IV, D〜L)。すなわち花粉の両端がわずかに突出しているもの (Pl. IV, D・F) から，両端がかなり耳状に突出しているもの，さらに表面全体が波状に隆起しているもの (Pl. IV, E・G・H)，また赤道上で隆起が襞状になっているもの (Pl. IV, I)，あるいは花粉本体から外壁が離れて丁度シダ類の周皮 (perine) 状のようになり花粉本体を包むように見えるもの (Pl. IV, J・K・L) などである。アセトリーシス処理を行なった花粉粒はやや未熟な材料であったが，それにしても，このような外壁の形態の多様性はどのように理解したらよいのであろうか。この点については考察の項で論じてみたい。外壁が除去された花粉の本体の表面は細網状紋を呈し，花粉管口に相当するものは見当らない。いわゆる無口粒である (Pl. IV, M)。このような形質は“1-長口粒”(1-sulcate) をもつ他の被子植物の花粉では観察されていない。

走査電子顕微鏡による知見

光学レベルでは外壁の彫紋が不明瞭であったが，走査電顕ではそこに明瞭な彫紋を見ることができる。すなわち遠心極面にある大きな長口は他の細長い溝よりも長くそして深い。長口の周囲のリッジは20本近くある細長いリッジより隆起が高く，幅も広い (Pl. V, A・B)。さらにこの長口の表面の拡大からそこに複雑な網目状模様のあることが判明した (Pl. V, E)。一方，向心極面は細長いリッジと溝がほぼ均等に配列されているが，それらは花粉の両端近くでは幾分不揃いの長さで終っている (Pl. V, C)。これらのリッジと溝を拡大して見ると，前者の表面はほとんど平滑で小さな顆粒状突起がまばらにあるにすぎないが，後者は不完全な網目模様を形成している。この彫紋

は長口表面の模様と良く似ている (Pl. V, F)。また光学レベルで花粉の両端に外壁の突出した部分が見られたが，電顕で見るかぎり，それは両端において多少丸みをおびて膨らんでいる程度で，とくに突出しているほどではない (Pl. V, C・D)。

マオウ (*Ephedra* sp.) の花粉との比較

マオウには花粉のタイプが4種類知られているが，いずれも明白なリッジ (plicate) を数本から10数本持っている (Pl. V, G)。今回の材料はリッジ (plicate) が少ないタイプである。マオウの花粉のリッジとリッジの間の溝には他の現生の植物の花粉に見られない独特の彫紋があることが知られている。この彫紋の精巧な模様はマオウ属の種の分類の基準形質の一つに使用されている。リッジ間の溝を拡大して見ると，溝の底部で外壁の一部が組み合っているが，それは単純な溝ではないことがわかる (Pl. V, H)。今回観察したマオウの花粉と *Welwitschia* の花粉を比較した限りでは，両者は彫紋に本質的な違いがあるように思われる。しいて類似点をあげるならば横に長いリッジ (plicate) があることと，花粉の形態が似ているくらいのものである。

考　察

Welwitschia の花粉の形態学的特性を詳細に報告した Wodehouse (1935) によると，現生の *Welwitschia* の花粉の由来は，マツ類 (Coniferae) からではないとしている。その理由として彼は現生のマツ類はいずれの花粉も“1-長口”(single broad furrow) をもたない事実をあげている。ところが，Tchigouriaeva (1949) は二畳紀と三畳紀の下層の堆積物から，花粉の両端に通常2つの気のうを有するマツ類の特徴をもち，しかも表面に何本かの長い溝を持つ化石花粉を発見した。さらに，これらの化石花粉には気のうが退化したと思える構造をもつもの，*Welwitschia* の花粉のように気のうらしきものの痕跡をもつもの，あるいはマオウの花粉のように，気のうが全く消失してしまったものなどが見出された。これらの化石花粉に見られる気のうの退化の一連の傾向から考察すると，現生の *Welwitschia* は，溝のあった花粉をもつマツ類の先祖から生じたとする推論も可能であろうと Tchigouriaeva は結論している。しかし，筆者らはこの見解には賛成できない。観察結果の項で述べたように，現生の *Welwitschia* の花粉の外壁の突出や不規則な隆起は赤道上ばかりでなく花粉粒表面全体に見られ，さらに走査電顕で観察した限りでは，花粉の両端の突出部分は単に外壁の膨らみであって，Tchigouriaeva がいうような気のうの退化したものとは考えられないからである。*Welwitschia* の花粉の外壁の隆起や突起はむしろシダ植物のイノモトソウ属 (*Pteris*) などの胞子に見られる赤道上の突出物 (equatorial collar) とよく似ている。それはまたカラマツの一種 (*Larix* sp.) の花粉表面に見られるひだ状の縁 (frill) などとも似ている。これらのことから筆者らは，*Welwitschia* の花粉の赤道上の突出物は現生のマツ類の花粉の持つマツ型の気のうとは全く異質のものであり，

したがっておそらく両者は起源を異にするものであろうと考える。

次に用語について若干言及したい。Erdtman (1965) は *Welwitschia* の花粉の表面にある20本近くのリッジを "plicate" と呼び，彫紋を "polyplicate" と記載しているが，筆者らはリッジの幅が溝の幅より広く，しかもそれらは規則正しく配列しているなどから，これを "線状紋" (striate) と呼びたい。また Erdtman (1965) は遠心極面の大きな長口を "1-leptoma" としているが，筆者らは "1-長口粒" (1-sulcate) と名付けたい。

今回走査電顕観察により，*Welwitschia* の花粉の長口の表面の彫紋が非常に小さな網目状を呈すること，および花粉の表面にある 20 本近くの溝の表面の模様とほぼ同じであることが判明したことは興味深い。なお拡大写真 (Pl. II, E) から長口に丸く突出している部分の存在を知ったが，それはいずれの長口にも見られるというものではない。この突出部分の詳細については目下検討中である。

最後に貴重な材料を提供して下さった冨樫誠氏ならびに東京大学の大橋広好助教授に心から感謝する。またこの研究に終始御指導いただいた東邦大学名誉教授の久内清孝先生に深く謝意を表する。

Summary

Pollen morphology of *Welwitschia mirabilis* has been investigated by the use of both light and scanning electron microscope. The results are as follows.

Light microscopic study.

Shape is almost oblate, like foot-ball, as shown in Pl. IV & V. Size is 55 (50-60) μm in the longest equatorial diameter and 35 (30-40) μm in polar diameter. Exine is about 2 μm thick, semitransparent, and waved, quite often forming auriculate projections at both ends of pollen grains (Pl. IV, B, E, G & H). Sometimes pollen grains enclosed loosely with exine are observed (Pl. IV, J, K & L). These exines are morphologically quite similar to those of perinious fern spores. Surface is ornamented with a peculiar longitudinal furrow at the distal part. The furrow is about 10 μm broad, but its surface is not clearly observable. Surface of the proximal part and the distal one are both decorated with about 20 longitudinal narrow ridges and grooves, which are arranged nearly in parallel with one another (Pl. IV, B & C). The ridges are about 2.5-3.5 μm broad and the grooves are about 0.5-1.5 μm broad.

Scanning electron microscopic study.

In the distal part, there is a broad longitudinal furrow (leptoma, according to Erdtman; 1965), similar to the sulcus of some monocotyledonous plants (Pl. V, A & B). Surface is ornamented finely with reticulum-like pattern (Pl. V, E). This peculiar pattern has been observed for the first time in the present study. Both in the proximal and the distal part, there are about 20 longitudinal ridges (plicate, according to Erdtman; 1965) and grooves, being situated nearly in parallel. Their arrangement is just like typical striate pattern (Pl. V, C). There are faintly granular-like projections at the ridges, and the surface ornamentation of the grooves is closely similar to that of the broad longitudinal furrow situated at the distal face (Pl. V, F).

On the basis of the authors' own results, the following proposal is presented as to the pollen morphology of *Welwitschia mirabilis*: The term "1-leptoma type" is replaced by the "1-sulcate type" and the "polyplicate pattern" by the "striate one".

Comparison with the pollen of *Ephedra* sp.

The pollen grains of *Ephedra* have also quite characteristic longitudinal ridges and grooves on the surface (Pl. V, G); a feature is called "polyplicate" by Erdtman (1952). These grooves (or colpi) are arranged not simply but much complicatedly, showing somewhat zig-zag like in arrangement (Pl. V, H). The pollen grains of *Welwitschia mirabilis* and *Ephedra* sp. are similar in outline, but the arrangement of the grooves is fairly different from each other.

引 用 文 献

Engler, A. 1954: Syllabus der Pflanzenfamilien (ed. Melchior). **I**, 341-343. Erdtman, G. 1952: Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms, 459-472. ——, 1957: Pollen and spore morphology/plant taxonomy. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta, 19. ——, 1965: Pollen and spore morphology/plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta, 80-81. Hooker, J.D. 1863: On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. Linn. Soc. Lond. Trans., **24**, 1-48. 幾瀬マサ. 1956: 日本植物の花紛. 1-16. Pearson, H.H.W. 1906: Some observations on *Welwitschia mirabilis* Hook. fil., Phil. Trans. B., **198**, 265-304. Tchigouriaeva, A. A. 1954: Structure du pollen des *Gnetales* (translated by G. Erdtman). Grana Palynol., **1**, 95-98. Wodehouse, R. 1935: Pollen grains. 283-295.

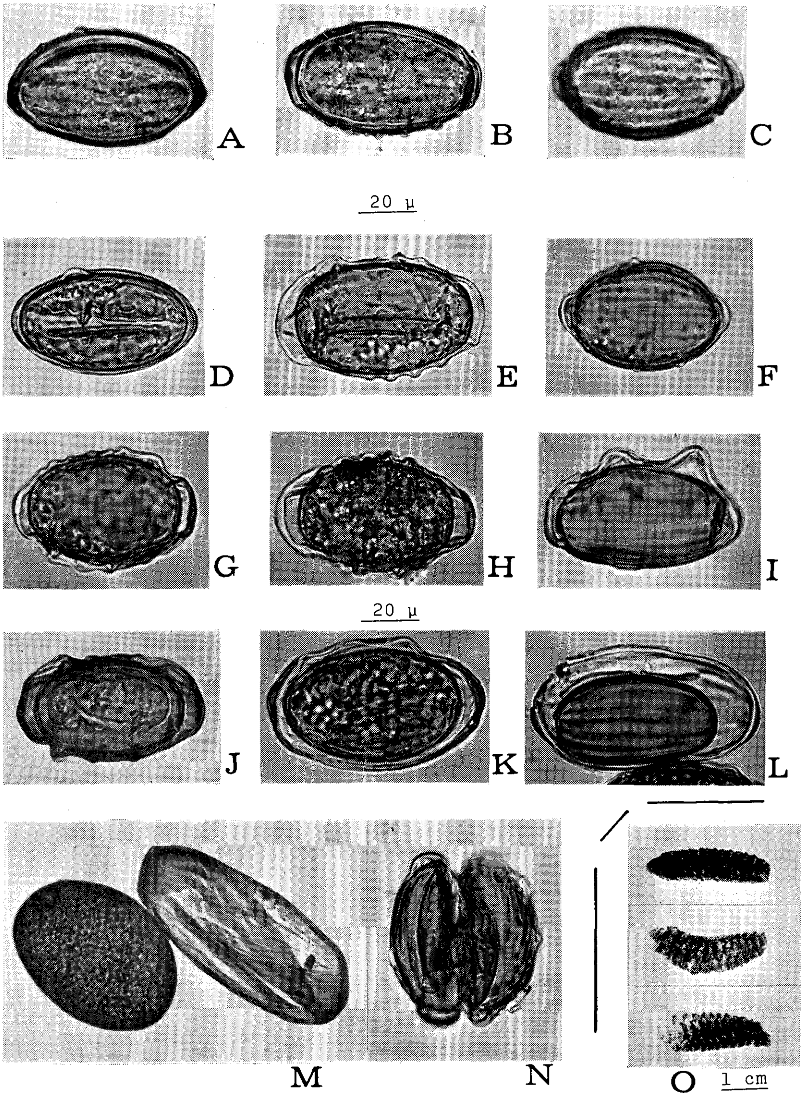
Explanation of plates IV—V

Pl. IV. A-N. Pollen grains of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. observed by the light microscope (A-C, Slides prepared by Ikuse's method. D-N, By the acetolysis method). A. Side view (equatorial view). B, D, E, G, H, I & J. Distal faces in polar view. C, F, K & L. Proximal faces in polar view. C, D & F. Exine is slightly projected at both ends. B, E, G & H. Exine is waved and forms projections at both ends. I. Exine is convex at both ends and a part of equatorial area. J, K & L. Exine is loosely situated, just like in the perinious fern spores. M. Empty exine and nuded grain. N. A little young dyad grain. O. Male cones of *W. mirabilis*.

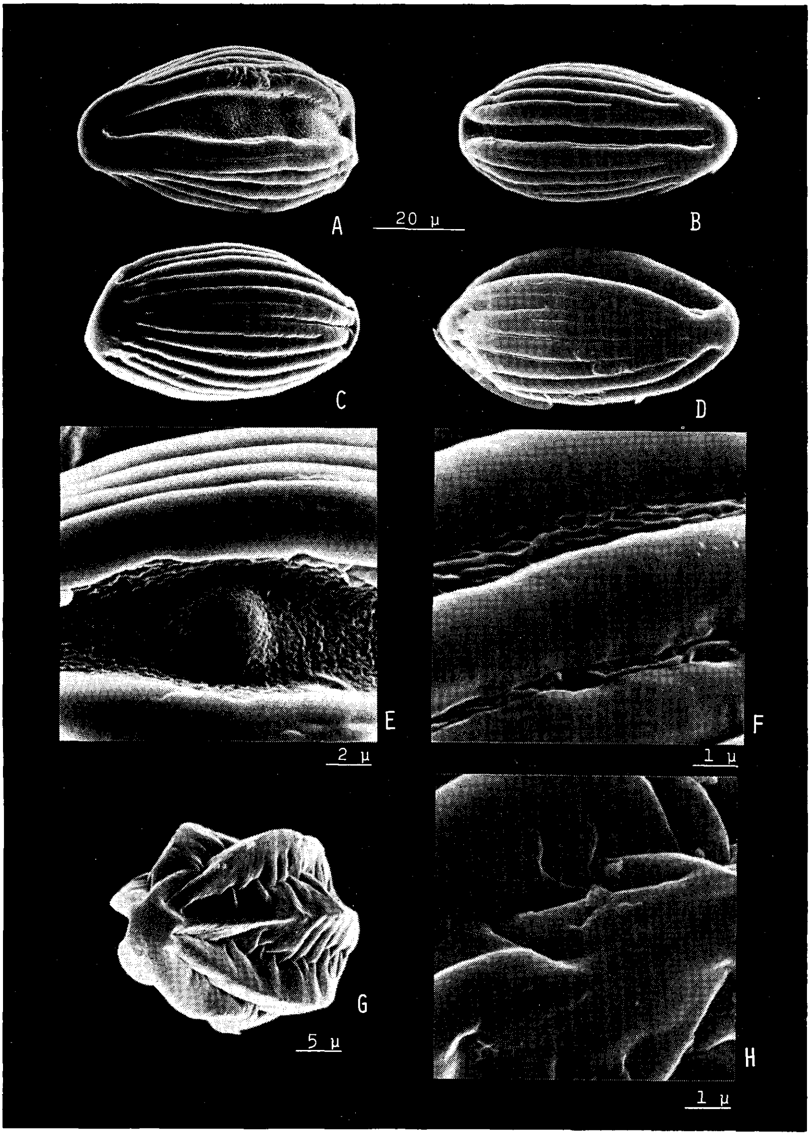
Pl. V. Pollen grains of *W. mirabilis* and *Ephedra* sp. observed by the scanning electron microscope. A-F. Pollen grains of *W. mirabilis*. A. Distal face, showing a characteristic furrow. B. Distal face, in slightly dried condition, showing the arrangement of furrows. C. Proximal face, showing striated pattern. D. Side view, both ends being somewhat swollen. E. A part of furrow, showing a detail of reticulated ornamentation. F. A part of proximal face, showing reticulum-like pattern on the grooves. G & H. Pollen grains of *Ephedra* sp. G. Lateral view, showing polyplicate pattern. H. Surface view of the part of exine, showing characteristic grooves, which are arranged in zig-zag like pattern.

正誤 (Errata)

頁 (Page)	行 (Line)	誤 (For)	正 (Read)
Vol. 51: 210, 212, 214, 215	Legend	*caulescence*	*caulescens*
219	16	〃	〃
246	16	1974	1973
254	23	杉のきた者	杉のきた道
256	17	二三属	三属



N. SAHASHI, T. TAKEDA & M. IKUSE: *Welwitschia mirabilis*



N. SAHASHI, T. TAKEDA & M. IKUSE: *Welwitschia mirabilis*